

ВЫЯВЛЕНИЕ ГЕТЕРОЗИСА ПРИ РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВЫРАЩИВАНИЯ ГИБРИДОВ ТОМАТОВ

С. И. Нарбут

В проблеме такого сложного биологического явления, как гетерозис, большое место принадлежит изучению условий выращивания гибридов, так как признаки и свойства гибридного организма в конечном счете являются результатом взаимодействия генотипа с условиями окружающей среды. Тем не менее в значительном количестве литературы, относящейся к проблеме гетерозиса, этому вопросу посвящено сравнительно немного работ.

Непосредственному изучению влияния условий выращивания гибридов на гетерозис в *F₂* посвящены работы С. А. Осадчук (1934), С. П. Хаватрова (1936) и Н. И. Болсунова (1936) с табаком и махоркой, Л. В. Тиханкова (1937) и Д. Д. Брежнева (1949) с томатами, Д. Гейкс (1955) с кукурузой и другие.

На основании полученных экспериментальных данных авторы заключают, что гетерозисное развитие гибридных растений является не только результатом подбора определенных родительских генотипов, но и условий, в которых происходит развитие признаков гибридного потомства. В результате все они приходят к выводу о необходимости изучения гетерозиса с учетом условий развития.

В данной работе излагаются результаты изучения особенностей проявления гетерозиса при разных условиях выращивания гибридов томатов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для опыта служили гибриды от скрещивания сортов *Lycopersicon esculentum* Mill.: Штамбовый Алпатьева 905 \times Бизон 639, Бизон 639 \times Штамбовый карлик 1185, Штамбовый Алпатьева 905 \times Штамбовый карлик 1185, Фикарацци \times Бизон 639. Как показали наши предыдущие исследования, гибриды первых трех комбинаций всегда показывали гетерозис по общему урожаю или урожаю красных и бланжевых плодов, созревших на корню, т. е. по скороспелости. Гибриды же комбинации Фикарацци \times Бизон 639 не обнаруживали гетерозиса по указанным показателям. Опытные растения выращивались рассадным способом. Рассада была высажена в рядки на открытый грунт 11 VI на участке с супесчаной почвой в рядки на расстоянии 50 см с междурядьями 60 см. В опыте было три варианта, где при выращивании изменялись условия почвенного питания и сроки вершкования (чеканка). В каждом из вариантов выращивались и гибриды и родительские сорта.

Вариант I — контрольный. В этом варианте удобрения на участок вносились местно. При высадке под каждое растение было внесено 400 г навозного перегноя: в момент цветения проведена подкормка минеральными удобрениями: 5 г $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 5 г KCl и 10 г суперфосфата на растение. Куст формировался в два стебля с оставлением на нем после чеканки пяти плодовых кистей. Уборка плодов вначале была выборочная по мере созревания, а затем окончательная (с 8 по 11 сентября), перед наступлением первого осеннего заморозка.

Вариант II — фон с дополнительной подкормкой минеральными удобрениями. В этом случае, кроме удобрений, которые получили растения контрольного варианта, была произведена добавочная подкормка раствором минеральных удобрений (20 г чилийской селитры и 80 г суперфосфата на 10 л воды) с расходом 10 л раствора на две парниковые рамы, т. е. на 400 растений. При высадке в открытый грунт дополнительно под каждое растение было внесено 150 г гранулированного органического минерального удобрения, содержащего 75% перегноя и 25% суперфосфата.

Вариант III — фон ранней чеканки. Все условия почвенного питания те же, что и в контрольном варианте, но чеканка была более ранняя в момент первого пасынкования. После чеканки на каждом растении оставлено не 5, как в других вариантах, а 8 плодовых кистей, т. е. все соцветия, которые успели развиться к этому периоду.

Растения второго и третьего вариантов опыта находились в более оптимальных условиях роста и формирования плодов, так как известно, что внесение в почву органико-минеральных удобрений в виде гранул повышает эффективность их использования растениями (Наздин, 1951). При чеканке же ток пластических веществ направляется к соцветиям и также улучшает условия питания. Несомненно, все это должно было сказаться и на величине гетерозиса.

В каждом варианте опыта было три повторности, в повторности — по 15 растений. Анализ гетерозиса велся по признакам скороспелости, общему весу плодов с растения и структуре урожая (числу плодов на растение и среднему весу плода). Приводимые в работе данные представляют средние из повторностей.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

Вес красных и бланжевых плодов (скороспелость). О скороспелости растений мы судили по урожаю красных и бланжевых плодов.

Полученные в опытах данные (табл. 1) свидетельствуют о разной реакции сортов и их гибридов на условия выращивания. Так, во II и III вариантах (добавочное почвенное питание и ранняя чеканка) сорта Штамбовый Алпатьева 905 и Бизон 639 снизили урожай созревших на корню плодов по сравнению с контрольным — I вариантом, т. е. оказались менее скороспелыми. Другие сорта (Штамбовый карлик 1185 и Фикарацци), наоборот, были более скороспелыми и особенно на фоне ранней чеканки. Гибриды всех комбинаций в этих вариантах оказались более скороспелыми, чем в контрольном. Однако достоверным ($D/m_d = 5,59$) было увеличение урожая красных и бланжевых плодов во II варианте у двух гибридов (Штамбовый Алпатьева 905 \times Бизон 639 и Бизон 639 \times Штамбовый карлик 1185), а в III — у всех ($D/m_d = 3,36$).

Следовательно, и у гибридов более эффективным для развития скороспелости оказался фон ранней чеканки. Под ее влиянием наиболее резко повысилась скороспелость у гибридов Штамбовый Алпатьева 905 \times Бизон 639 и Фикарацци \times Бизон 639.

Таблица 1

Вес красных и бланжевых плодов у гибридов и родительских сортов в разных вариантах опыта

(Средние данные на 1 растение)

Гибриды и сорта	I (контрольный) вариант			II вариант				III вариант			
	Вес (в г)	в % к родителям		Вес (в г)	% к контролю	в % к родителям		Вес (в г)	% к контролю	в % к родителям	
		♀	♂			♀	♂			♀	♂
Штамбовый Алпатьев 905	334			211	69			240	79		
Штамбовый Алпатьев 905 (Бизон 639 × Бион 639)	285	94	53	425	149	201	119	704	247	293	195
Бизон 639	534			358	67			361	68		
Бизон 639 (Штамбовый × Бион 639)											
Бизон 639 (Штамбовый × Бион 639) (Фикарацци)	431	81	137	632	147	176	164	622	144	172	123
Штамбовый (Бизон 639 × Бион 639)	415			385	122			505	161		
Бизон 639 (Штамбовый × Бион 639) (Фикарацци)											
Фикарацци	272	81	87	343	126	162	89	352	129	147	70
Фикарацци (Бизон 639 × Бион 639)											
Фикарацци (Бизон 639 × Бион 639) (Штамбовый)	126	102	42	285	126	89	80	545	241	126	151
Фикарацци (Бизон 639 × Бион 639) (Штамбовый) (Фикарацци)	215			317	129			431	176		

Если довести к оценке полученные данные с точки зрения наследования признака скороспелости, то следует обратить внимание на разный характер проявления его в F_2 (табл. 2). У ряда гибридов наблюдается заметное превращение скороспелости по сравнению с обоими родительскими сортами. У некоторых из них имеет место доминирование признака менее скороспелого родителя или промежуточное наследование. Проявление гетерозиса по скороспелости отмечено в опытах у значительной части гибридов только во втором и третьем вариантах. В контрольном варианте у тех же гибридов наблюдалось промежуточное наследование или доминирование позднеспелости.

Полученные данные убедительно говорят о том, что проявление гетерозиса по равнеспелости зависит от агротехники и именно от тех условий, которые способствуют развитию этого признака. Такими условиями, в нашем опыте, явились добавочные подкормки минеральными удобрениями и особенно ранняя чеканка растений.

Общий вес плодов с растения. Урожай у такой теплолюбивой культуры, как томаты, обусловлен многими факторами. Главными из них, в условиях севера, являются короткий период вегетации, прерываемый первым осенним заморозком, и недостаток тепла. Сорта более скороспелые и холодостойкие успевают и в этих условиях давать значительные урожаи плодов, тогда как позднеспелые и менее холодостойкие сорта дают урожай более низкие, хотя потенциально они и более урожайны. Исходя из этого, общий урожай плодов у томатов мы также можем рассматривать как один из показателей их скороспелости.

Наиболее урожайными в контрольном варианте опыта были скороспелые нештамбовые сорта Фикарацци и Бизон 639, у которых средний

Характеристика гибридов F_1 по показателям продуктивности растений

Гибридная комбинация	Варианты опыта	Вес красных и бланжевых плодов	Общий вес плодов	Число плодов на 1 растение	Ср. вес плода
Штамбовый Алпатьева 905 × Бизон 639	I	Домин. позднее-сп. родителя	Домин. более продукт. родителя	Домин. многопл. родителя	Промежут. наследование
	II	Гетерозис	То же	Гетерозис	Домин. мелкопл. родителя
	III	"	" "	"	То же
Бизон 639 × Штамбовый карлик 1185	I	Промежут. наследование	Домин. более продукт. родителя	Домин. многопл. родителя	То же
	II	Гетерозис	То же	То же	Промежут. наследование
	III	"	" "	Гетерозис	Домин. мелкопл. родителя
Штамбовый Алпатьева 905 × Штамбовый карлик 1185	I	Домин. позднее-сп. родителя	Гетерозис	Гетерозис	Домин. крупноплод. родителя
	II	Промежут. наследование	"	"	То же
	III	То же	"	Близко к гетерозису	"
Фикарация × Бизон 639	I	Домин. позднее-сп. родителя	Мин. продукт. родителя	Домин. многопл. родителя	Домин. мелкопл. родителя
	II	Минус-гетерозис	Домин. более продукт. родителя	То же	То же
	III	Гетерозис	Промежут. наследование	"	"

вес плодов на растение составил 1637 и 1610 г (табл. 3). На условия опытных вариантов положительно реагировали все сорта, кроме Фикарации. У них общий урожай значительно увеличился под влиянием добавочных подкормок ($D/m_d = 11,15$). Еще более резкое увеличение его по сравнению с контрольным вариантом было при ранней чеканке растений ($D/m_d = 22,9$). Снижение урожая у сорта Фикарация при ранней чеканке обусловлено особым типом роста растений этого сорта.

Таким образом, из характеристики общего урожая и скороспелости сортов следует, что условия выращивания в опытных вариантах (II и III) действительно оказались более оптимальными для роста и развития томатов, чем в контрольном варианте.

У гибридов, как и у сортов, наряду с повышением скороспелости в опытах резко увеличился и общий урожай плодов на растение. Разница в урожае между опытным и контрольным вариантами достоверна. Показатель достоверности — D/m_d — для второго варианта равен 10,82, а для третьего — 12,87. Ранняя чеканка у всех гибридов (кроме Фикарации × Бизон 639) оказала более положительное влияние, чем добавочные подкормки. У гибрида Фикарация × Бизон 639 наблюдается обратное. У него общий урожай плодов при ранней чеканке оказался ниже, чем при добавочной подкормке. Вероятно, этому гибриду свойствен тип роста Фикарации, так как у него, как и у данного сорта, отмечена одинаковая реакция на чеканку.

Таблица 3

Общий вес плодов у гибридов и родительских сортов в разных вариантах опыта
(Средние данные на 1 растение)

Гибриды и сорта	I (контроль) вариант			II вариант				III вариант			
	Вес (в г)	в % к родителям		Вес (в г)	в % к контро- лю	в % к родителям		Вес (в г)	в % к контро- лю	в % к родителям	
		♀	♂			♀	♂			♀	♂
Штамбовый Ал- патыева 905 . . .	1282			1529	119			1681	131		
Штамбовый Ал- патыева 905 × Бизон 639 . . .	1668	130	104	1836	110	120	98	1952	117	116	99
Бизон 639 . . .	1610			1875	116			1961	122		
Бизон 639 × Штам- бовый карлик 1185 . . .	1674	104	129	1791	107	95	108	2034	121	104	120
Штамбовый кар- лик 1185 . . .	1299			1665	128			1697	130		
Штамбовый Ал- патыева 905 × Штамбовый кар- лик 1185 . . .	1832	142	141	2104	115	138	126	2085	114	124	123
Фикариции Би- зон 639 . . .	1499	91	93	1947	130	99	104	1767	118	124	91
Фикариции . . .	1637			1970	121			1423	87		

Гетерозис по общему урожаю плодов во всех вариантах проявился только у гибрида Штамбовый Алпатыева 905 × Штамбовый карлик 1185, у которого его не было отмечено по скороспелости. Очевидно, именно с резким увеличением общего урожая связано отсутствие проявления гетерозиса по урожаю красных и бланжевых плодов (табл. 1), так как резкое увеличение плодов на растениях обычно затягивает созревание их и, следовательно, снижает скороспелость. Возвращаясь к табл. 3, отметим, что другие гибриды по общей продуктивности в большинстве случаев были ближе к более продуктивному родителю, а в некоторых случаях показывали промежуточное наследование и даже отрицательную трансгрессию (минус-гетерозис).

Из рассмотренных данных следует, что условия агротехники опытных вариантов оказали положительное влияние на формирование общего урожая плодов у сортов и у гибридов. Однако в этих условиях гетерозис по урожаю проявился только в одной гибридной комбинации, у которой его не было отмечено при анализе скороспелости (урожай зрелых плодов).

Связь между проявлением гетерозиса по скороспелости и общему урожаю позволяет считать, что гетерозис в наших опытах проявился лишь на определенной фазе развития, а именно — в ранний период созревания плодов. Это находится в полном соответствии с выводами Даскалова (1956) о неравномерности проявления гетерозиса в онтогенезе. Наблюдая значительный гетерозис на ранних фазах развития плодов у томатов, он отмечал падение его в середине и особенно к концу периода созревания. В результате в конце вегетации родительские сорта иногда даже превосходили F_1 . То же самое наблюдал Болсунов (1939) при изучении динамики роста у махорки.

В наших опытах отмечено проявление гетерозиса по скороспелости и отсутствие его в общем урожае плодов у большинства гибридов. Весьма возможно, что при более раннем учете урожая у большинства гибридов гетерозис проявился бы и в этом показателе. Скорее всего этим же объясняется и то, что гибрид от скрещивания сортов Бизон 639 × Штамбовый Алпатыева 905, с которым мы работаем длительный период, почти всегда показывает гетерозис, но в одни годы он проявляется в общем урожае, а в другие только в урожае красных и бланжевых плодов и редко — в том и другом.

Число плодов на растение и средний вес плода. Число плодов на растение и вес плода у томатов является структурными элементами урожая. Между этими признаками и урожаем на растение имеется прямая и положительная связь, тогда как между числом плодов и их весом часто наблюдается обратная зависимость.

В связи с тем, что в опытах у растений оставалось строго определенное число плодовых кистей, количество плодов и значительной мере зависело от характера строения кисти и плодородности растения, а вес плода — от времени образования и скорости его развития.

Сорта для опыта подбирались так, что в скрещивании одна из форм была многоплодной, но с меньшим размером плодов, а другая — менее многоплодной, но с более крупными плодами.

Как показали опыты, доминирующее многоплодие, встречаемое у растений, примененных во втором варианте, стимулирует развитие многоплодности. В результате у всех сортов (кроме сорта Штамбовый Алпатыева 905) увеличилось среднее число плодов на растение. Это увеличение оказалось статистически достоверным ($P_{\text{мд}} = 1\%$).

Действие подкормок, по-видимому, усиливало условия дифференцировки соцветий и ооидообразования, что и привело к образованию большего числа плодов.

На этом фоне более резко, чем у сортов, увеличилось число плодов только у гибрида Фикарации × Бизон. Примерно такая же реакция сортов и гибридов по этому признаку была и на раннюю декадку. Заметного увеличения веса плода в варианте с подкормками у сортов и гибридов не наблюдалось.

Таблица 4

Характер выражения признака у гибридов F_1

Число плодов на растение	Вес плода	Общий вес плодов на растение
Гетерозис	Гетерозис	Высокая степень гетерозиса
Гетерозис	Доминирование крупноплодности	Гетерозис
Доминирование многоплодности	Гетерозис	Гетерозис
Доминирование многоплодности	Доминирование крупноплодности	Гетерозис
Доминирование многоплодности	Промежуточное доминирование	Гетерозис не всегда
Промежуточное доминирование	Доминирование крупноплодности	Гетерозис не всегда
Промежуточное доминирование	Промежуточное доминирование	Гетерозис не всегда, отсутствует при резком различии родителей по признакам число плодов и вес плода

Обращаясь к табл. 2, видим, что у гибридов в F_1 преимущественно доминирует мелкоплодность; по числу же плодов наблюдается гетерозис или доминирует многоплодность. Анализ наследования числа плодов на растение и среднего веса плода показывает, что общий урожай гибрида представляет собой результат сочетания определенного характера доминирования по этим признакам. От этого же зависит и степень проявления гетерозиса по общему урожаю плодов. В схеме (табл. 4), составленной на основании данных табл. 2 и других наших неопубликованных данных, приводятся некоторые возможные сочетания наследования числа плодов на растение и среднего веса плода, в результате которых у гибрида по общему урожаю в F_1 может обнаруживаться гетерозис. Данная схема в общих чертах указывает на большое значение изучения наследования этих признаков для решения ряда вопросов, связанных с явлением гетерозиса у томатов.

Из сопоставления результатов, полученных в 3-х вариантах нашего опыта, также видно большое влияние условий выращивания на развитие признаков гибрида, а следовательно, и проявление гетерозиса. Такого рода данные, хотя и в незначительном количестве, но в литературе имеются.

В опытах С. И. Хачатурова (1936) и И. И. Болсунова (1936, 1939) различия в проявлении гетерозиса у гибридов рода *Nicotiana* в зависимости от условий развития оказались весьма значительными. Так, гибрид от скрещивания сортов Гавана \times (Американ 572 в условиях Детского Сада Ленинградской области проявил явный гетерозис, тогда как в Крыму (по данным Осадчук) он показывал обратное. Хачатуров ссылается также на данные Малиновского (1935) о том, что гибрид от скрещивания двух рас фасоли, на обычном «длинном» дне оказавшийся по сравнению с родителями более высокорослым и позднеспелым, в условиях «короткого» 8-часового дня был низкорослым и значительно более скороспелым.

Наши опыты показали, что выявлению гетерозиса способствуют условия, благоприятствующие развитию данного признака. Ранняя чеканка растений способствовала повышению скороспелости гибридов, в результате на этом фоне по количеству урожая зрелых плодов гетерозис проявился у 3-х из 4-х гибридов. Даже комбинация Фикарацци \times Бизон 639, которая рассматривалась нами как «нететерозисная», дала гетерозис.

Характерно, что по весу плода в наших опытах гетерозис не проявился ни в одном случае. По таким же признакам, как число плодов и особенно скороспелость на фоне ранней чеканки он проявился всюду или в большинстве случаев. Таким образом, можно считать, что гибриды томатов характеризуются более быстрым темпом развития и, в конечном итоге, оказываются скороспелее своих родителей.

ВЫВОДЫ

1. Проявление гетерозиса дискретно и связано с условиями развития признака. У гибрида в одних условиях по одному и тому же признаку гетерозис проявляется, в других — нет. На фоне, способствующем развитию скороспелости (ранняя чеканка), последняя у гибридов повысилась в большей мере, чем у сортов, т. е. проявился гетерозис.

2. Проявление гетерозиса по урожаю плодов возможно при благоприятном сочетании у гибрида признаков структуры урожая (числа плодов на растение и их веса).

3. Гибриды томатов характеризуются более быстрым темпом развития, в результате чего оказываются скороспелее своих родителей.

MANIFESTATION OF HETEROSIS IN TOMATOES UNDER DIFFERENT CONDITIONS OF CULTIVATION

S. I. Narbut

The object of this study were the specific forms of manifestation of heterosis in the F_1 of the different crosses between tomato varieties under different conditions of cultivation.

It is shown by the results obtained that the manifestation of heterosis is discrete and is dependent on the conditions of development of the characters involved. Under the conditions favourable for the development of precocity (early decapitation) the hybrids exhibited heterosis with respect to precocity. Heterosis with respect to the yield of fruits is possible in case if the elements of high yield (number of fruits per plant and the weight of fruits) be combined in the hybrid.

ЛИТЕРАТУРА

- Болесунов И. П. 1936. Сб. работ по сел. ген. и семенов. табака и махорки, 2, 132.
Болесунов И. П. 1939. Сб. работ по сел. ген. и семенов. табака и махорки, 44, 57, 139.
Брежнев Д. Д. 1949. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., XXVIII, 2.
Даскитов Х. 1956. «Сельское хозяйство за рубежом», 3.
Найдин И. Г. 1951. Гранулированные удобрения. Сельхозгиз.
Осадчук С. А. 1934. Бюлл. Гос. Никитского бот. сада, 12.
Тотмаков Г. В. 1937. В кн.: «Яровизация и селекция».
Хачатуров С. П. 1936. «Сов. растениеводство», 1.
Lewis D. 1955. Proc. Roy. soc. 144, 915: 178-185.